Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart 1. Juni 1966 Nr. 152

SMITHSONIAN MAY 18 1967 LIBRARIES

Bio-Akustik der Froschlurche

Ein Bericht über den gegenwärtigen Stand der Forschung

574.0643
S937

Von Hans Schneider, Tübingen

Mit 6 Abbildungen

Bei den zur Ordnung Salientia gehörenden Froschlurchen sind Lautäußerungen eine verbreitete Lebenserscheinung, die während der Fortpflanzungszeit besonders hervortritt. Sie hat vornehmlich in den USA zahlreiche Forscher zu Untersuchungen angeregt, die — gestützt auf einen großen Artenreichtum — in den letzten Jahren wertvolle Ergebnisse erbrachten. Die Lautäußerungen der einheimischen Froschlurche sind dagegen noch wenig untersucht (Savage 1932, 1935; Neubaur 1949; Eibl-Eibesfeldt 1950, 1956; Birkenmeier 1952; Paulsen 1965). Es erscheint daher angebracht, einen Überblick über die vielfältigen Ergebnisse der Lautforschung bei den Froschlurchen zu geben.

I. Die Bedeutung und der Aufbau der Rufe

Die Fähigkeit zur Lautproduktion findet sich bei fast allen Froschlurcharten. Nur wenige sind stumm oder haben eine rückgebildete Stimme, z. B. die südafrikanische Kröte *Bufo rosei* (Noble 1954) sowie die nordamerikanischen Arten *Ascaphus truei* (Jameson 1954), *Bufo boreas* und *Bufo alvarius* (Blair und Pettus 1954, Blair 1963). Bei den beiden letzteren Arten steht die Rückbildung der Stimme wahrscheinlich in Verbindung mit der Lebensweise, denn die Populationen leben gedrängt an kleinen Wasserstellen arider Gebiete.

Die Jugendformen sind durchweg stumm; erst mit dem Eintritt der Geschlechtsreife stellt sich die Lautproduktion ein. Sie ist den Männchen eigen, beschränkt sich aber nicht durchweg auf sie. Nach Dähne (1914) haben die weiblichen Geburtshelferkröten eine Stimme, die der der Männchen ähnlich ist. Auch die Weibchen des Wasserfrosches (Wahl, in Vorb.) und die der amerikanischen Arten *Rana sylvatica* (Noble und Farris 1929) und *Rana pipiens* (Noble und Aronson 1942/43) können Schall erzeugen. Die Weibchen von *Eleutherodactylus* schreien heftig, wenn sie mit der Hand ergriffen werden (Jameson 1954).

Bei den einzelnen Arten kommen stets mehrere Lauttypen vor, die verschiedene Funktionen haben. Die funktionelle Bedeutung benützte Bogert (1960) zur Einteilung der Laute.

Die auffallendsten Signale sind die mit dem Fortpflanzungsverhalten in Verbindung stehenden Paarungsrufe der Männchen, da sie bei der Mehrzahl der Arten erstaunlich laut sind und vielfach von einer größeren Anzahl von Tieren gleichzeitig und ausdauernd erzeugt werden. Zur Fortpflanzung halten sich die meisten Froschlurcharten in oder bei Gewässern auf. Bei manchen Arten treiben die rufenden Männchen frei auf der Wasseroberfläche und sind wenig scheu (z. B. Erdkröte), bei anderen rufen sie von geschützten Plätzen und flüchten bei Gefahr rasch (z. B. Grasfrosch). Bewohnen mehrere Arten das gleiche Gewässer, wählen sie meist verschiedene Rufplätze. Geburtshelferkröten rufen in Erdhöhlen, die von Wasserstellen weit entfernt sein können (Schneider 1966). Krallenfrösche und andere Arten der Pipidae

(Bles 1905; Rabb und Snedigar 1960; Rabb und Rabb 1963a, b) wie auch die einheimischen Knoblauchskröten erzeugen die Paarungsrufe unter Wasser. Soweit die Froschlurche Schallblasen besitzen, befinden sich diese beim Rufen stets über Wasser.

Die Paarungsrufe sind artspezifisch. Die der einheimischen Discoglossidae (Unken, Geburtshelferkröte) sind einander ähnlich und unterscheiden sich erheblich von den Rufen der übrigen heimischen Arten (Pelobatidae, Bufonidae, Ranidae, Hylidae). Bei diesen sind die Rufe entweder ganz oder doch zum großen Teil aus kurzen, meist geräuschhaften Schallimpulsen aufgebaut und zu charakteristischen Mustern geordnet (Abb. 1, 2). Ausgehend von der systematischen Stellung der Discoglossidae sind die

Abb. 1. Oszillogramm eines Paarungsrufes einer männlichen Geburtshelferkröte (*Alytes o. obstetricans*). Zeitmarke 50 Hz. Original.

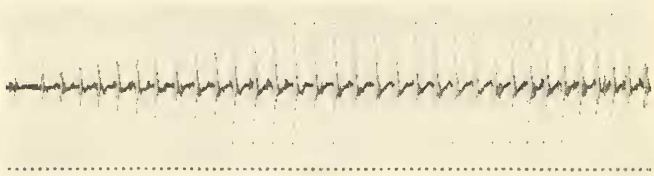

Abb. 2. *Rana t. temporaria* (Grasfrosch): Schallbild eines Paarungsrufes. Zeitmarke 50 Hz. Original.

wohlklingenden Einzellaute der zugehörigen Arten primitiv, während die aus Impulsen und Impulsgruppen bestehenden Rufe, wie sie von den Pipidae an vorkommen, trotz des meist geräuschhaften Aufbaues höher entwickelte Typen darstellen. Die Paarungsrufe der einheimischen Froschlurche unterliegen erst jetzt einer Analyse (Schneider 1966), dagegen sind die vieler nordamerikanischer und australischer Arten bereits gut bekannt (Blair 1955, 1956, 1957, 1959, 1960; Littlejohn 1959a, b; Bogert 1960).

Bei den meisten Arten erzeugen die Tiere ihre Paarungsrufe zwar gemeinschaftlich mit anderen Artgenossen, aber unsynchronisiert, bei anderen ist eine ausgeprägte Chorstruktur zu erkennen. Bei *Hyla arborea* ist deutlich wahrzunehmen, daß ein Frosch Vorsänger ist. Hat er mit einer Lautserie begonnen, fallen auch die anderen Männchen ein. Bei *Hyla crucifer bartramiana* bilden jeweils drei Frösche eine Chorgruppe; ein Chor besteht dann aus einer Vielzahl von Dreiergruppen. Der Aufbau einer Gruppe erfolgt in charakteristischer Weise. Mit besonderen Trillerlauten sucht das erste Tier den zweiten Partner, dieses dann den dritten. Erst wenn ein Trio vollständig ist, rufen die zugehörigen Frösche ausdauernd (Goin 1949). Bei *Microhyla c. carolinensis* sind Kombinationen von Rufen von zwei bis drei Tieren häufig (Anderson 1954). Bei *Eleutherodactylus* bilden mehr als ein Dutzend Tiere einen Chor. Der Schrittmacher ist der Frosch mit der lautesten Stimme. Bei *Syrrhophus* formen drei bis vier Tiere eine Rufgemeinschaft. Hört der Schrittmacher auf, verstummen bei dieser Art fast regelmäßig auch die anderen Partner der Gruppe (Jameson 1954).

Der männliche Befreiungsruf spielt eine wichtige Rolle beim Erkennen der Geschlechter. Begattungsreife Männchen versuchen meist wahllos, sich bewegende Objekte zu umklammern. Männchen wehren sich dagegen und stoßen dabei den Be-

freiungsruf aus. Die durchweg kurzen Rufe (Abb. 3) folgen meist mehrmals rasch aufeinander (Cummins 1920, Noble und Farris 1929, Noble und Aronson 1942/43, Aronson 1943). Nach den bisherigen Ergebnissen kommen Befreiungsrufe bei fast allen Discoglossidae, Pelobatidae, Bufonidae, Ranidae und Hylidae vor (Bogert 1960).

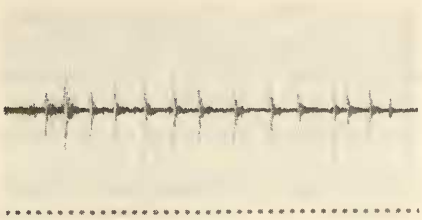

Abb. 3. *Rana esculenta* (Wasserfrosch): Oszillogramm eines Befreiungsrufes. Zeitmarke 50 Hz. Aus Wahl.

Weibliche Befreiungsrufe finden sich nur bei sehr wenigen Arten. Nicht-begattungsbereite Weibchen verwenden sie, um Umklammerungsversuche abzuwehren. Bei *Rana pipiens* ist der Ruf dem der Männchen ähnlich, aber leiser. Er tritt erstmals etwa 12 Stunden nach der Eiablage auf und nimmt an den folgenden Tagen an Intensität zu (Noble und Aronson 1942/43).

Nach den bisherigen Ergebnissen bei Pipidae, Leptodactylidae, Ranidae und Hylidae können bei einzelnen Arten unabhängig von der Fortpflanzungszeit Revierrufe erscheinen. Martof (1953) beobachtete bei *Rana clamitans* eine lockere Organisation der Populationen. Die Frösche halten voneinander Abstände von etwa 2 bis 3 m und behalten sie sogar bei, wenn eine Population auf Grund äußerer Ursachen wandert. Auch die Regenrufe, die besonders bei *Hyla*-Arten nach starken Regenfällen oder bei warmem Wetter mit hoher Luftfeuchtigkeit zu hören sind (Goin und Goin 1957, Blair 1958), könnten nach Bogert (1960) die Bedeutung von Revierrufen haben, während Noble (1954) in ihnen Anzeichen des erwachenden Fortpflanzungstriebes vermutet.

Bei drohender Gefahr und meist unmittelbar vor dem Wegtauchen geben die Männchen mancher Arten Warn- oder Alarmrufe. Schließlich sind Schreckrufe bekannt, die als schrille Schreie erscheinen können, wenn die Tiere von einem Räuber erfaßt werden (Noble 1954, Jameson 1954, Martof und Thompson 1958). Dieser Lauttyp ist weit verbreitet. Im Gegensatz zu den anderen Rufen stoßen ihn die Tiere mit offenem Maul aus.

II. Das Fortpflanzungsverhalten und die Rolle der Paarungsrufe

Die Rufaktivität erlangt zur Zeit der Fortpflanzung den Höhepunkt. Über das Zusammenspiel der äußeren und inneren Faktoren, die dieses Verhalten auslösen, ist noch wenig bekannt. Aus manchen Beobachtungen läßt sich ableiten, daß Änderungen der Tätigkeit der Hormondrüsen eine wichtige Rolle spielen (Rugh 1935, Noble und Aronson 1942/43). Die Ursache für die Änderung der Hormondrüsentätigkeit ist allerdings nicht leicht zu erfassen. Aus den Untersuchungen von Blair (1960 b, 1961) an einer gemischten Population von sieben Arten im Süden der USA geht hervor, daß äußere Faktoren eine sehr rasche Änderung des Verhaltens auslösen können. Starke Regenfälle wirken als Reiz, auf den Ruf- und Laichaktivität folgen. Bei *Pseudacris streckeri* liegt der Rufbeginn zwischen Oktober und Januar; der genaue Zeitpunkt ist bestimmt durch plötzliche starke Regenfälle. *Rana pipiens* beginnt gleichfalls im Winter zu rufen, gewöhnlich 5 bis 11 Tage nach einem ergiebigen Niederschlag. Ausgesprochene Gelegenheitsbrüter sind *Pseudacris clarki* und *Microhyla olivacea*, die beide

durch Regen zur Fortpflanzung stimuliert werden. Allerdings sind bei der ersten Art nur Frühjahrs- und Herbstregen wirksam. Auch bei *Bufo valliceps* variiert die Sexualaktivität von Jahr zu Jahr entsprechend der Niederschläge. In regenreichen Jahren dauern die Fortpflanzungsperioden durchweg länger als in trockenen. Ungewöhnlich rasch reagieren *Scaphiopus couchi* und *Sc. hammondi*, die schon wenige Stunden nach einem Niederschlag rufen (Lowe 1954). Die enge Beziehung zwischen Laichaktivität und Niederschlägen erscheint bei Bewohnern arider Gebiete als sinnvolle Adaptation, da auch temporäre Wasserstellen den Abschluß der Entwicklung der Brut gewährleisten können. Bei *Rana catesbeiana* und *Acris gryllus* stellte Blair (1961) keine Abhängigkeit der Laichzeit von Regen fest; die Tiere halten einen festen Zyklus ein und laichen im Sommer.

In der Mehrzahl der Fälle sind die klimatischen Faktoren, die als äußere Reize wirken, weniger gut zu bestimmen. Bei dem in Afrika heimischen Pipiden *Hymenochirus boettgeri* lösen wahrscheinlich Sonnenlicht und vorübergehende Temperaturerhöhung das Fortpflanzungsverhalten aus (Rabb und Rabb 1963 a).

Da die meisten Froscharten sich nur während der Fortpflanzungszeit in Gewässern aufhalten, setzt mit ihrem Beginn eine Zuwanderung ein. Die Wanderung zu geeigneten Wasserstellen ist ein eindrucksvolles Phänomen, und die Frage nach dem Orientierungsmechanismus ist noch unbeantwortet. Zur Fernorientierung sind die Paarungsrufe bereits im Teich angekommener Tiere nicht notwendig. Cummins (1920) verfolgte mittels Fallenfängen die Frühjahrswanderung von vier Arten in einen Teich. Bei Temperaturen von 5 bis 11° C und einer Luftfeuchtigkeit von 90 bis 100% kamen die Tiere in Wellen, und zwar als die Teichbewohner nicht riefen. Auch die Grasfrösche benötigen keine akustischen Signale zur Orientierung. Savage (1935) vermutet, daß diese Tiere geruchliche Reize verwerten.

Die Frage einer Sonnenorientierung studiert neuerdings Ferguson (1963). Er fing in einem Gewässer 40 *Pseudacris triseriata* und 1162 *Bufo fowleri* und setzte sie in verschiedener Entfernung erneut aus. Bei *Ps. triseriata* kehrten aus 50 m 45%, aus 160 m 39% und aus 480 m 11% der ausgesetzten Tiere zurück. Ähnlich sind die Ergebnisse bei *B. fowleri*. 24% fanden aus 110 m, 2% aus 600 m, 0,5% aus 1320 m und 0% aus 2134 bzw. 2660 m Entfernung vom Gewässer zurück. Mit Ausnahme der beiden letzten Freilaßplätze konnte der Beobachter von allen anderen die Rufe der Tiere im Teich hören. Nachdem die Zuwanderungen vielfach nachts erfolgen, ist der in jüngster Zeit geglückte Nachweis besonders bemerkenswert, daß *Bufo fowleri*-Kröten sich nachts nach dem Mond und in geringerem Maße nach den Gestirnen zu orientieren vermögen (Ferguson und Landreth 1966). Ohne Zweifel aber ist bei Froschlurchen ein Heimfindeverhalten feststellbar. Ferguson (1960) fand eine *Bufo fowleri* während zweier Sommer am gleichen Standort. Bei *Rana clamitans* halten sich alle Tiere in bestimmten, durchschnittlich 20 qm großen Arealen auf, in die sie nach der Laichzeit wieder zurückkehren (Martof 1963). Archer (1959) berichtet über ein erstaunliches Heimfindevermögen einer *Bufo regularis rangeri*. Nach mehreren Aussetzungsversuchen blieb das Tier erst aus, als der Freilaßplatz 1,2 km vom Aufenthaltsort entfernt war. Ein umfangreiches Versetzungsexperiment führte Bogert (1947) mit 444 *Bufo t. terrestris* durch. Die Zahl der Kröten, die zum ursprünglichen Areal zurückkehrte, verminderte sich zwar mit zunehmender Entfernung des Freilaßplatzes, aber sogar aus 880 m fanden 16,6% der ausgesetzten Tiere zurück.

Nach den Ergebnissen von Markierungsexperimenten suchen die heimischen Erdkröten die gleichen Teiche zur Fortpflanzung auf und verharren sogar dann dort, wenn die Wasserstelle nicht mehr besteht (Heusser 1958, 1960). Die Erdkröten wandern Mitte März zu, anfangs nur Männchen, die sofort rufen (Eibl-Eibesfeldt 1950). Kommen später die Weibchen, beginnt die Paarung. Das Geschlechterverhältnis ist sehr unterschiedlich, denn nur 12 bis 18% der versammelten Tiere sind Weibchen. Auch bei *Rana sylvatica* sind die Weibchen an den Laichgewässern erheblich in der Minder-

zahl. Während sechs Jahren schwankte die Zahl der Tiere in einem Teich zwischen 97 und 208 mit den Männchen stets in der Überzahl. Das Geschlechterverhältnis wechselte dabei zwischen 1 : 2 und 1 : 13 (Blair 1960).

Geht aus diesen Beobachtungen hervor, daß die Froschlurche auch ohne Rufe von Teichbewohnern geeignete Gewässer zur Fortpflanzung auffinden können, zeigt sich andererseits, daß sie solche zur Orientierung durchaus verwerten. Bogert (1960) setzte *Bufo terrestris* aus und übertrug den Gesang einer Teichpopulation mit einem Lautsprecher. Sowohl Weibchen als auch Männchen ließen sich davon anlocken, sofern sie sich in Laichstimmung befanden. Ein entsprechender Versuch mit *Bufo fowleri*-Kröten verlief gleichfalls erfolgreich (Ferguson und Landreth 1966).

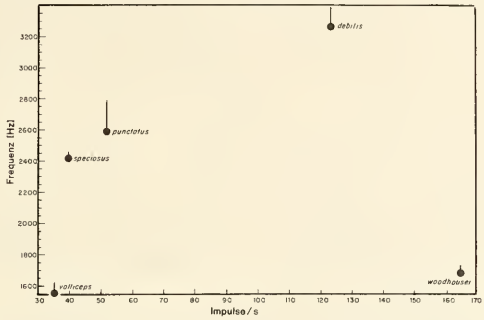

Abb. 4. Die wichtigsten Parameter der Paarungsrufe von fünf sympatrischen *Bufo*-Arten aus Nordamerika. Die vertikalen Striche geben die relative Dauer der Paarungsrufe an. Aus Blair (1964 b). Mit Genehmigung des Autors und des Amer. Inst. Biol. Sci., Washington.

In den Gewässern angekommen, suchen die Tiere Artgenossen und Geschlechtspartner. Bei der Isolation der Arten kommt den Paarungsrufen als Faktor der Nahorientierung eine entscheidende Rolle zu. Nach Blair (1963) besteht die Hauptaufgabe der Paarungsrufe darin, Weibchen anzulocken, die dann wählen, eine Auffassung, die auch Littlejohn wiedergibt. Jameson (1955) nimmt gleichfalls an, daß die Paarungsrufe bei der Zusammenführung der Arten und Geschlechter eine entscheidende Rolle spielen. Bogert (1960) verhält sich dagegen kritisch und meint, daß die bisherigen Ergebnisse noch nicht beweiskräftig sind. Neue Resultate bekräftigen jedoch die Auffassung, daß sich in den Laichgewässern die Weibchen durch die Paarungsrufe der Männchen leiten lassen.

Die Paarungsrufe sind bestimmt durch ihre Dauer, den Frequenzaufbau, die Intensität, die Wiederholungsrate der Schallimpulse, sofern die Rufe aus Schallimpulsen bestehen, und die Länge der Intervalle. Durch die Variation dieser Parameter ergibt sich die Verschiedenheit der Paarungsrufe der vielen Froschlurcharten (Abb. 4). Nach Blair (1964) gibt es keine zwei sympatrischen Arten, die gleiche Paarungsrufe haben.

In Florida sind mindestens 12 Laubfroscharten heimisch, die verschiedentlich die gleichen Gewässer zur Fortpflanzung benützen. Die Arten sind sich genetisch sehr ähnlich; Hybridenbildung ist in mannigfaltiger Kombination möglich. Die Isolation erfolgt vornehmlich durch die differenzierten Paarungsrufe. Sechs Arten haben trillerartige Rufe; bei ihnen bestimmen in der Hauptsache Unterschiede in der Wiederholungsrate der Schallimpulse die Artspezifität. Bei den Arten mit kontinuierlichen Signalen ergibt sich die feinere Differenzierung durch unterschiedliche Dauer, Verschiedenheit der Grundfrequenz und der Obertöne. Die Rufe der meisten Arten sind von denen der anderen mindestens in zwei der entscheidenden Parameter verschieden (Blair 1958 d).

Direkte Beobachtungen sprechen weiter eindeutig für die Leitfunktion der Paarungsrufe. Blair (1958 c) bemerkte ein *Hyla cinerea*-Weibchen, das aus etwa 2 m Entfernung gerichtet zu einem rufenden Männchen lief. Ein *Hyla versicolor*-Weibchen

wanderte aus einem Abstand von 40 cm auf ein rufendes Männchen zu, eine Reaktion, die nach LITTLEJOHN (1958) eine direkte Antwort des Weibchens auf die Rufe des Männchens darstellt. LOWE (1954) beobachtete gerichtete Wanderungen bei *Scaphiopus couchi* und *Sc. hammondi*. Obgleich es sich um gemischte Populationen beider Arten handelte, wanderten die Weibchen auf die arteigenen Männchen zu.

Aufschlußreich ist auch das Verhalten von *Pseudacris nigrita,* einer kleinen, nur rund 30 mm großen Froschart, unter experimentellen Bedingungen. Im Gegensatz zu den meisten anderen Arten zeigen die Tiere auch im Laboratorium Fortpflanzungsverhalten. Zur Paarung schwimmen die Weibchen gerichtet auf die Männchen zu, wobei sie nicht zu den nächsten gehen, sondern die bevorzugen, welche am lautesten und ausdauerndsten rufen. Die Weibchen finden auch zu den Männchen, wenn sie optisch nicht zu erkennen sind. Die Männchen gehen den Weibchen nicht entgegen, packen sie aber sofort, sobald sie von diesen berührt werden (MARTOF und THOMPSON 1958). Das passive Verhalten der Männchen ist nicht die Regel, denn bei den meisten Arten versuchen sie, sich bewegende Objekte zu erfassen.

Weitergehende Untersuchungen lassen keinen Zweifel, daß die Weibchen die Paarungsrufe der arteigenen Männchen erkennen (LITTLEJOHN und MICHAUD 1959). Kopulationsbereite Weibchen befanden sich in der Mitte eines 2 m langen Tankes, an dessen Schmalseiten sich je ein Lautsprecher befand, über die wahlweise die arteigenen Paarungsrufe oder die nahe verwandter Arten übertragen wurden. Die Weibchen von *Pseudacris streckeri* unterschieden sicher zwischen den Rufen ihrer Männchen und denen von *Pseudacris clarki,* umgekehrt erkannten die Weibchen von *Ps. clarki* ebenfalls die artgemäßen Signale. Vier Versuchstiere wählten insgesamt 29mal und trafen dabei 28 richtige Wahlen. Im Mittel waren die Tiere 3,7 min nach Ertönen der Signale von der Tankmitte zum Lautsprecher gewandert.

Wie präzise das Unterscheidungsvermögen für die Laute ausgebildet ist, zeigten BLAIR und LITTLEJOHN (1960) für *Pseudacris ornata* und *Ps. streckeri*. Die erste Art lebt in der Küstenebene im SO der USA, die zweite im Wald- und Grasland von Texas und Oklahoma. Zwar sind morphologische Unterschiede vorhanden, doch sind sich die beiden Arten noch sehr ähnlich, und auch die Paarungsrufe sind nur wenig verschieden. Bei beiden Arten sind es kurze, wohltönende Rufe, die nach Pausen von $^1/_3$ s wiederholt werden. Der einzige Unterschied besteht in der Tonhöhe. Bei *Ps. ornata* liegt der Grundton 500 Hz, der erste Oberton 1000 Hz höher als bei den Lauten von *Ps. streckeri*. Dieser Unterschied, der wahrscheinlich durch die verschiedene Größe der Männchen bedingt ist, genügt zur sicheren Unterscheidung.

In diesem Zusammenhang wirken Ergebnisse an *Ps. triseriata* überraschend. Durch Testen von Paarungsrufen gegen künstlich veränderte Signale sollte festgestellt werden, welche Merkmale der Laute die Weibchen zum Erkennen der arteigenen Rufe benützen (MARTOF und THOMPSON 1964). Die Paarungsrufe dieser Art haben eine Frequenz von 2,8 kHz und dauern 0,8 s; die Intervalle betragen etwa 1,2 s. Beim ersten Versuch, bei dem die Rufe normal, die Intervalle aber auf 2 s verlängert bzw. auf 0,1 s verkürzt waren, entschieden sich die Tiere für die Rufe mit den langen Intervallen. Wechselten die Rufe mit solchen, bei denen die Frequenzen über 2,8 kHz abgeschnitten waren, ging die Mehrzahl zum veränderten Signal. Waren normale Laute gegen eine Sinusschwingung von 1,2 kHz gesetzt, wurde jeder Lautsprecher in gleicher Weise angeschwommen. War aber an Stelle der Sinusschwingung ein weißes Rauschen, gingen die Tiere ausnahmslos zu dem Lautsprecher, aus dem die Paarungsrufe kamen. Nach diesen Ergebnissen reagieren die Weibchen von *Ps. triseriata* in recht allgemeiner Weise auf akustische Signale. Die Vorstellung, daß *Ps. triseriata*-Weibchen ein breiteres Schema von den arteigenen Rufen haben als die anderer getesteter Arten, findet sich durch andere Ergebnisse bestätigt (LITTLEJOHN, FOUQUETTE und JOHNSON 1960; MARTOF 1961).

Bei der Isolation der Arten sind die Paarungsrufe nicht allein entscheidend. LOWE (1954) bezeichnet sie als ethologische oder psychologische Isolationsmechanismen und nennt weiterhin mechanische und ökologische. Bei den ersteren stehen Unterschiede in der Körpergröße im Vordergrund. Umklammerungen zwischen Tieren von *Scaphiopus hammondi* und *Sc. couchi* gelingen nicht, da den großen *couchi*-Männchen die kleinen *hammondi*-Weibchen entgleiten, andererseits vermögen die *couchi*-Weibchen die kleinen *hammondi*-Männchen abzuschütteln. Als einen ökologischen Isolationsmechanismus betrachtet LOWE die bei den einzelnen Arten unterschiedlich ausgeprägte Tendenz, bestimmte Areale in einem Gewässer oder in nächster Nähe davon zu besetzen. *Scaphiopus couchi*-Männchen sitzen beim Rufen im seichten Uferwasser, während die *Sc. hammondi*-Männchen im freien Wasser treiben. Unter Hunderten von kopulierenden Tieren beobachtete LOWE (1954) nicht eine einzige interspezifische Umklammerung. Nach JAMESON (1954) sind weitere Isolationsmechanismen die unterschiedliche Fortpflanzungszeit und die Verschiedenheit der Umklammerungsmechanismen.

Die Feststellung von BLAIR (1963), daß die Paarungsrufe die Weibchen anlocken, welche dann wählen, würde die Geschlechterfindung zu einem Mechanismus von erstaunlicher Einfachheit stempeln. Nach den bisherigen Beobachtungen könnte das nur bei *Pseudacris nigrita* der Fall sein (MARTOF und THOMPSON 1958), bei den anderen Arten ist das Erkennen der Geschlechter ein verwickelterer Vorgang, der noch keineswegs in allen Einzelheiten aufgeklärt ist. Meist beteiligen sich auch die Männchen an der Partnersuche.

Bei *Rana pipiens* schwimmen die Männchen den Weibchen entgegen (NOBLE und ARONSON 1942/43). Die Männchen versuchen nicht nur, Weibchen zu packen, sondern erfassen auch andere Gegenstände, sofern sie nicht zu groß sind und im Wasser treiben. Gleiches gilt für die Erdkröte (HINSCHE 1926; EIBL-EIBESFELDT 1950). Kopulationsbereite Männchen bewegen sich mehr hüpfend als laufend fort, dagegen behalten die Weibchen den kriechenden Gang während der Fortpflanzungszeit bei. Die Männchen bevorzugen für die Umklammerungsversuche kriechende Tiere. Bei *Rana sylvatica* schwimmen die Männchen während der Fortpflanzungszeit auf der Wasseroberfläche umher und versuchen, jeden anderen Frosch und jedes kleinere, sich bewegende Objekt zu erfassen. Die Weibchen halten sich unter Wasser auf und kommen nur gelegentlich an die Oberfläche. Sofern sie sich ruhig verhalten, testen die Männchen sie nicht (BANTA 1914). Mit der weiteren Feststellung, die Männchen dieser Art könnten die Weibchen schon aus einiger Entfernung erkennen, steht BANTA allerdings allein. Nach MILLER (1909) ist der optische Sinn nur insofern von Bedeutung, als an allen sich bewegenden Objekten Klammerversuche gemacht werden. Die Geschlechtererkennung erfolgt sicherlich erst beim Umklammerungsversuch selbst. Nach CUMMINS (1920) ist das unterschiedliche Verhalten der Männchen und Weibchen bei den Umklammerungsversuchen entscheidend. Gelten diese Männchen, stoßen sie den Befreiungsruf aus und machen Abwehrbewegungen. Bei Weibchen sind die Umklammerungsversuche erfolgreich, wenn sie sich passiv verhalten; nicht begattungsbereite Weibchen wehren sich gleichfalls.

Die Bedeutung dieser Reaktionsweisen bestätigen Versuchsergebnisse. *Bufo compactilis* erfaßt kleine, mit Wasser gefüllte Ballone und behält sie, wenn sie nicht bewegt werden (BOGERT 1960). NOBLE und FARRIS (1929) demonstrierten bei *Rana sylvatica*, daß auch der Leibesumfang eine Rolle spielt. Die Männchen umklammerten narkotisierte Weibchen, aber keine Männchen, obgleich sich diese wegen der Narkose ruhig verhielten. Hatten die Männchen aber zusätzlich durch Injektion von Wasser einen größeren Leibesumfang, wurden auch sie umklammert. Waren andererseits Weibchen die Eier ausgepreßt, umklammerten die Männchen sie nicht mehr trotz ruhiger Haltung.

Das Loslassen der Männchen nach der Eiablage wird allerdings nicht allein durch das Dünnerwerden des Weibchens ausgelöst. Nach der Eiablage biegen sich die Weib-

chen für etwas mehr als eine Sekunde stark nach unten durch, worauf die Männchen absteigen (Noble und Aronson 1942/43).

III. Die Rufe von Hybriden

Die Isolationsmechanismen wirken interspezifischen Kreuzungen zwar entgegen, schließen sie aber nicht vollkommen aus. Infolge der genetischen Mischbarkeit kommen natürliche Hybriden vor, und unter geeigneten Bedingungen lassen sich im Laboratorium Kreuzungen in mannigfachen Kombinationen durchführen. Zum Beispiel sind zwischen den meisten nordamerikanischen *Bufo*-Arten Kreuzungen möglich, allerdings sind die F_1-Tiere nicht durchweg lebens- und fortpflanzungsfähig.

Der Bastardcharakter zeigt sich auch bei den Paarungsrufen der Hybriden. Cory und Manion (1955) berichten von natürlichen Hybriden zwischen *Bufo americanus* und *B. fowleri* aus dem Indiana/Michigan-Gebiet der USA. *B. americanus* hat musikalische Rufe, die zwischen 7,5—14,5 s dauern und aus Schallimpulsen mit einer Häufigkeit von 29—33 Imp./s aufgebaut sind. Bei *B. fowleri* haben die geräuschhaften Laute eine

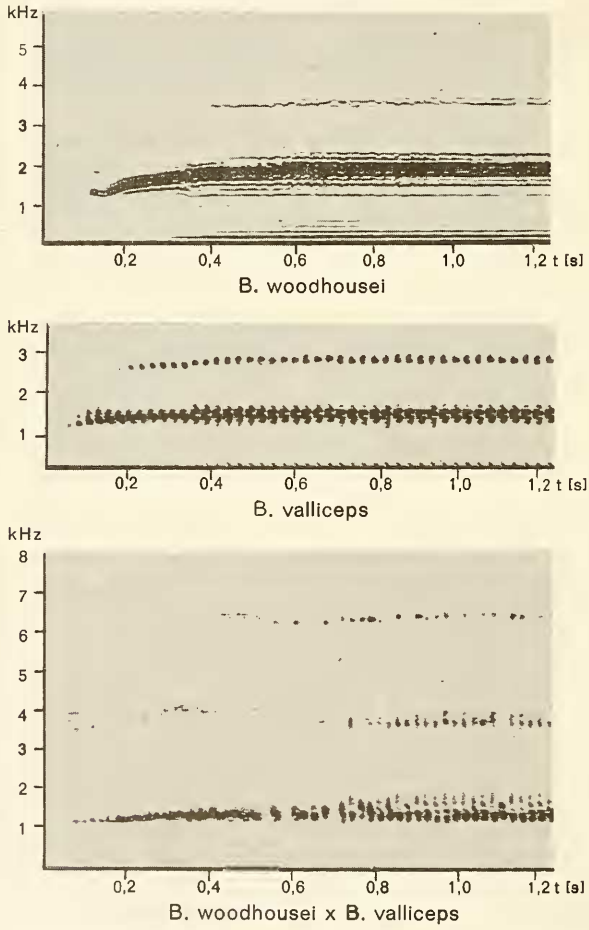

Abb. 5. Frequenzspektrogramme (Ausschnitte) der Paarungsrufe von *Bufo woodhousei* (oben), *B. valliceps* (Mitte) und eines Hybriden zwischen Tieren beider Arten (unten). Nach Blair (1956). Mit Genehmigung des Autors.

Länge von etwa 1 s. Bei langsamem Temperaturanstieg im Frühjahr laichen beide Arten nacheinander, da *B. americanus* bereits bei 15,5° C, *B. fowleri* erst bei 21° C mit dem Fortpflanzungsgeschäft beginnt. Bei raschem Temperaturanstieg fallen die Laichperioden beider Arten zusammen, wobei es zu Kreuzungen kommt. Die Hybriden sind immer von den Eltern verschieden, können aber mehr der einen oder der anderen Art ähnlich sein. Das zeigt sich insbesondere beim Laichverhalten und bei den Paarungsrufen. In nachfolgenden Jahren mit normalem Temperaturanstieg laichen nach reinen *B. americanus* zuerst Hybriden mit Rufen von 6,3 s Dauer, in der Mitte der Saison solche mit 4 s, am Ende solche mit 2,8 s langen Rufen im Mittel. An diese schließen sich dann die reinen *B. fowleri* mit den 1 s dauernden Rufen an.

Blair (1956 b) beobachtete aller Wahrscheinlichkeit nach einen natürlichen Hybriden zwischen *B. americanus* und *B. woodhousei*. Sowohl nach Frequenzaufbau als auch nach Dauer waren die Laute des Bastards intermediär. Erfolgreich verlief eine Kreuzung zwischen *B. woodhousei* und *B. valliceps*. *B. woodhousei* hat geräuschhafte Rufe von 0,9—2,6 s Dauer, die Laute von *B. valliceps* sind wie die von *B. americanus* trillerartig und dauern 2,4—4,5 s. Die Rufe eines Hybriden begannen mit einem geräuschhaften Teil und setzten sich nach einer Übergangsphase in einen trillerartigen Ruf fort (Abb. 5).

Kreuzungsversuche zwischen Tieren zweier Rufrassen von *Hyla versicolor* in Texas erbrachten keinen Erfolg, so daß Johnson (1959) die beiden Formen für Arten hält.

VI. Die Bedeutung der Paarungsrufe als systematisches und stammesgeschichtliches Merkmal

Bei den europäischen Arten wirft die Frage nach ihrer systematischen Stellung keine Probleme auf, da die Artenzahl gering ist. In anderen Gebieten ist die Lurchfauna umfangreicher. Die beinahe weltweit verbreitete Gattung *Bufo* — sie fehlt nur in Australien, Neuseeland und Madagaskar — ist in Amerika nördlich des Isthmus von Tehuantepec allein mit etwa 30 Arten vertreten. Eine exakte Analyse der natürlichen Verwandtschaft ist daher oft nicht einfach. Das vergleichende Lautstudium gestattet, auch die Paarungsrufe als systematiches Merkmal heranzuziehen, deren Aussagekraft sich durch die Ergebnisse experimenteller Hybridisierung sowie durch ökologische und serologische Befunde ergänzen läßt. In einer Reihe von Arbeiten hat besonders Blair (1955, 1958 a, b, 1959, 1962, 1963, 1964 a, b, c) diese Probleme bearbeitet. Bei mehreren Artengruppen ergibt sich ein genauer Einblick in die Verwandtschaftsbeziehungen, der eine zuverlässige systematische Gliederung gestattet.

Bei der Bewertung der Laute als systematisches Merkmal geht Blair von der Voraussetzung aus, daß ein einheitlicher Grundaufbau der Paarungsrufe auf den gemeinsamen Ursprung einer Gruppe hinweist und die Rufunterschiede ein Gradmesser für die Artendifferenzierung sind. Berücksichtigt wird ferner noch, daß sympatrische Arten auf Grund verstärkter Selektion meist sehr verschiedenartige Rufe haben, weiterhin bei manchen Arten die Stimme sekundär reduziert bzw. rückgebildet sein kann.

Der *Hyla eximia*-Gruppe, deren Hauptverbreitungsgebiet Mexiko ist, wurden bislang sechs Arten zugezählt. Ausgehend von den Merkmalen der Rufe (Blair 1960 a), scheint sicher, daß entgegen der bisherigen Auffassung *Hyla euphorbiacea* der Gruppe fern steht. Weiterhin bekunden die Rufe der drei im Süden der USA vorkommenden Arten — *Hyla squirella* im SO, *H. regilla* an der Pazifikküste und *H. wrightorum* in Arizona — nahe Verwandtschaft mit der *Hyla eximia*-Gruppe. Sehr wahrscheinlich bilden diese drei Arten die peripheren Vertreter im Verbreitungsgebiet der *Hyla eximia*-Gruppe.

Auch bei den übrigen amerikanischen *Hyla*-Arten zeichnen sich die Verwandtschaftsverhältnisse ab. Blair (1959) untersuchte die Rufe von 13 der 14 in den USA vor-

kommenden Arten. Lediglich bei dreien ist eine Zuordnung zu einer bestimmten Gruppe noch nicht möglich. Die übrigen zehn Arten lassen sich in drei Verwandtschaftsgruppen gliedern, die fünf, drei bzw. zwei Arten umfassen.

Die Stellung von *Pseudacris nigrita* und *Ps. feriarum* war lange unklar. Nachdem die Paarungsrufe beider Formen nach Hauptfrequenz, Dauer und Impulsrate verschieden sind, besteht für Crenshaw und Blair (1959) kein Zweifel, daß es sich um Arten handelt.

Bufo microscaphus galt bisher als Subspezies von *B. woodhousei*. Nach den Paarungsrufen zu urteilen, ist *B. microscaphus* mit der östlichen *B. americanus* verwandt, obgleich die Verbreitungsgebiete heute keine Verbindung miteinander haben. *B. microscaphus* ist daher eine selbständige Art (Blair 1957).

Das Studium der Laute lieferte andererseits auch Hinweise, daß auf Grund morphologischer Merkmale begründete Arten nicht zu Recht bestehen. Die beiden Arten *Scaphiopus holbrooki* und *Sc. hurteri* haben getrennte Verbreitungszonen, die durch die Mississippischwelle geschieden sind. Hinsichtlich der Grundfrequenz, der Obertöne und Dauer sind sich die Paarungsrufe beider Arten außerordentlich ähnlich. Es erscheint als unwahrscheinlich, daß es sich um zwei sichere Arten handelt (Blair 1958 b). Keine Unterschiede bestehen auch zwischen den Paarungsrufen der beiden Rassen *Hyla crucifer crucifer* und *H. c. bartramiana*, von denen die erste im Norden, die zweite im Süden der USA lebt (Goin 1949).

Selbstverständlich dürfen die Paarungsrufe nicht allein als systematisches Merkmal verwertet werden. In einigen Fällen scheinen sympatrische Arten gleiche Rufe zu besitzen, z. B. *Bufo canaliferus* und *B. marmoreus*, ferner die Arten *B. compactilis* und *B. cognatus*. Auffallende Größenunterschiede zwischen den Arten sind dann entscheidendere Merkmale, die sich auch als die wirksamen Isolationsmechanismen erweisen.

Unter Berücksichtigung aller Merkmale versuchte Blair (1960, 1963), für die nordamerikanischen *Bufo*- und *Hyla*-Arten einen Stammbaum aufzustellen.

Die beginnende Rassenbildung ist verschiedentlich zuerst bei den Rufen zu beobachten. *Crinia signifera* ist in Australien weit verbreitet und kommt auch auf Tasmanien und den benachbarten Flinders Inseln vor. Obgleich bei den drei Populationen keine morphologischen Unterschiede bestehen, sind die Rufe deutlich verschieden. Zwischen den Rufen der auf Tasmanien und auf den Flinders Inseln vorkommenden Tiere bestehen signifikante Unterschiede in allen Parametern bis auf die Rufdauer. Beim Vergleich der Rufe der Hauptland- mit denen der Inselbewohner zeigt sich, daß sogar alle Parameter verschieden sind (Littlejohn 1964). Neben dieser *Crinia*-Art leben sechs weitere in Australien. Um eine stammesgeschichtliche Entwicklungsreihe aufstellen zu können, stützte sich Littlejohn (1959) vornehmlich auf die Paarungsrufe und ging von der Annahme aus, daß sich die Arten um so früher getrennt haben, je verschiedener die Rufe sind. Der Aussagewert der Paarungsrufe ist groß, da innerhalb geschlossener Verbreitungsgebiete die Variabilität gering ist. Bei *Bufo compactilis* sind die Rufe einheitlich über eine Entfernung von 400 km (Blair 1958), bei *Crinia signifera* über 800 km (Littlejohn 1959).

V. Der Einfluß der Temperatur auf die Lautaktivität

Als wechselwarme Tiere unterliegen die Froschlurche stark dem Einfluß der Temperatur. Bei Wasserbewohnern ist die Wassertemperatur entscheidend. Sie wirkt auf die Aktivitätsphasen und beeinflußt auch die Lautproduktion. Bei jeder Art ist die Lautaktivität durch das artlich verschiedene Temperaturminimum und Temperaturmaximum begrenzt. Rotbauchunken beginnen bei einer Wassertemperatur von 12—13° C zu rufen und hören bei etwa 30° C auf. Während der Fortpflanzungszeit ist der tägliche Rufrhythmus daher sehr witterungsabhängig. Bei schönem Wetter beginnen die Unken schon am Morgen zu rufen, setzen am Nachmittag nach Überschreiten des Tem-

peraturmaximums aus und fangen am Abend bei sinkender Wassertemperatur erneut an. Erreicht bei ungünstigem Wetter die Wassertemperatur das Temperaturminimum erst spät, setzt die Lautaktivität gleichfalls spät ein (Lörcher, in Vorb.).

Mit der Wassertemperatur ändert sich bei den Unken ferner die Wiederholungsrate der Rufe. Zweifel (1959) stellte diese Abhängigkeit bei einer einzelnen Gelbbauchunke fest, Lörcher erweitert die Ergebnisse durch Messungen an zahlreichen Tieren und vergleicht sie mit den Gegebenheiten bei der Rotbauchunke. Die Temperaturabhängigkeit verläuft linear. Bei der Gelbbauchunke folgen bei 15° C 55, bei 25° C 116 und bei 30° C 146 Rufe/min im Mittel. Auch bei der Rotbauchunke nimmt die Häufigkeit der Rufe mit steigender Temperatur zu, wenngleich nicht in dem Maße wie bei der Gelbbauchunke. Bei *Rana esculenta* ist der Temperatureinfluß vor der Laichzeit anders als danach (Wahl, in Vorb.). Er äußert sich nicht nur in der allgemeinen Stimulation zur Rufaktivität, sondern auch in der Impulsfolgefrequenz, die bei steigender Temperatur zunimmt. Dies ist bei Arten, deren Signale aus Schallimpulsen aufgebaut sind, sicherlich eine allgemeine Erscheinung. Blair beobachtete außerdem bei steigenden Temperaturen eine Erhöhung der Tonfrequenz.

Bellis (1957) ermittelte die Temperatureinwirkung bei vier in Oklahoma heimischen Froschlurcharten. Durch viele Einzelmessungen sind die Ergebnisse bei *Pseudacris n. triseriata* gut gesichert. Die Wiederholungshäufigkeit der Rufe nimmt mit steigender Temperatur linear zu, ihre Dauer linear ab.

VI. Der Bau des Lautapparates und der Mechanismus der Lautproduktion

Der Lautapparat kann aus den primären und sekundären Strukturen bestehen. Die ersteren sind der Kehlkopf mit den stimmbildenden Einrichtungen und die Muskeln, die Luft durch den Kehlkopf treiben. Die primären Strukturen kommen bei allen lautbegabten Froschlurcharten vor und genügen zur Lautproduktion. Der sekundäre Anteil ist der Schallblasenapparat (Inger 1956). Seine Bedeutung besteht darin, daß er die Laute verstärkt, zur Lautproduktion selbst ist er aber nicht notwendig. Das läßt sich daraus entnehmen, daß er den Männchen vieler Arten wie auch den stimmbegabten Weibchen fehlt.

Schallblasen sind Ausstülpungen der die Mundhöhle auskleidenden Gewebeschicht. Sie bestehen aus Bindegewebe und sind von den Fasern des Musculus subhyoideus umschlossen, welcher als Kontraktor wirkt. Boulenger (1897, 1898) unterschied zwischen inneren und äußeren Schallblasen. Mit Recht hält Liu (1935) diese Ausdrücke für irreführend, da die eigentlichen Schallblasen immer innen liegen. Nachdem sich die Ausdrücke fest eingebürgert haben, behält Liu sie bei, gibt ihnen aber eine strenge Definition. Er spricht von äußeren Schallblasen, wenn sich diese bei der Luftfüllung sehr erweitern und die Haut auffallend verformen. Bei Tieren mit äußeren Schallblasen weist die Haut im Bereich der Blasen meist Taschen und Falten auf. Innere Schallblasen sind dagegen klein und verändern bei Luftfüllung die Kehlregion äußerlich nicht oder nur ganz wenig.

Nach Untersuchungen an 559 Arten (Liu 1935) können einzelne kehlständige oder paarige kehlständige oder paarige laterale Schallblasen vorkommen, und jeder Typ kann als äußere oder innere Modifikation auftreten. Nach Liu soll sich in dieser Typenreihe auch die phylogenetische Entwicklung widerspiegeln, eine Auffassung, gegen die neuerdings Einwände vorgebracht werden (Inger und Greenberg 1956; McAlister 1959).

Ursprünglich fehlen Schallblasen vollkommen. Diese Verhältnisse finden sich bei den Vertretern der drei primitiven Familien: Ascaphidae, Discoglossidae und Pipidae. Die einheimischen Discoglossiden Gelbbauchunke und Geburtshelferkröte fügen sich in dieses Schema ein, nach der bisherigen Auffassung macht aber die Rotbauchunke eine Ausnahme, da ihr eine kehlständige, allerdings sehr primitive Schallblase zukomme. Nach neuen Untersuchungen scheint diese Mundbodentasche funktionell nicht

den Schallblasen der anderen Froschlurcharten zu entsprechen (Lörcher, in Vorb.). Auch die australische Discoglossiden-Art *Helioporus albopunctatus* soll eine Schallblase besitzen.

Am verbreitetsten sind die kehlständigen singulären Schallblasen. Liu (1935) erkannte diesen Typ den Pelobatidae zu, doch fand McAlister (1959) anläßlich einer Nachuntersuchung bei amerikanischen Vertretern dieser Familie paarige Schallblasen. Bei der einheimischen Knoblauchskröte und zwei anderen Arten sind sie rückgebildet. Von 136 geprüften Arten der Bufonidae haben 128 eine kehlständige, meist innere Schallblase, einigen Arten fehlt sie auch auf Grund sekundärer Rückbildung. Von den heimischen Bufoniden haben Kreuz- und Wechselkröten eine innere Schallblase, den Erdkröten fehlt sie. Auch bei außereuropäischen Arten sind die Verhältnisse nicht einheitlich. Die afrikanische Kröte *B. regularis* hat eine Schallblase, bei der nächst verwandten Art *B. funereus* ist sie rückgebildet (Inger und Greenberg 1956). Nur eine Schallblase haben auch fast alle Laubfroscharten (Hylidae), bei denen sie in überwiegendem Maße als äußere Modifikation auftritt, so auch bei unserer heimischen Art. Die Familie Ranidae gilt als hochstehend. Bei ihren Vertretern überwiegen die paarigen Schallblasen, die kehlständig oder lateral, innerlich oder äußerlich sein können; einigen Arten fehlen sie auch. Diese wechselhafte Situation zeigen auch die Arten unserer Fauna. Bei den Gras- und Moorfröschen sind die paarigen Schallblasen kehlständig und innerlich, bei den Wasser- und Seefröschen sind sie lateral und treten beim Rufen weit hervor, Springfrösche schließlich haben keine. In der Gattung *Rana* finden sich auch die größten Schallblasen. Bei *R. aesopus,* einer nordamerikanischen Art, reichen sie vom Nacken bis zur Körpermitte (Wright 1931). Bei Tierarten mit inneren Schallblasen sind die Stimmen nicht sehr laut, während sie bei Arten mit äußeren Blasen gewöhnlich weithin hallen.

Die Auffassung von Liu (1935), wonach die einzelne Schallblase die phylogenetisch älteste ist, zweifeln Inger und Greenberg (1956) auf Grund ihrer Studien an *B. regularis* an. Obgleich die erwachsenen Tiere nur eine Schallblase besitzen, geht die Entwicklung oft von zwei, links und rechts von der Zunge gelegenen Mundbodenausstülpungen aus. Am Anfang steht also ein paariges Zwischenstadium, ferner kann der Eingang der fertigen Schallblase links oder rechts von der Zunge sein. Die Entwicklung der Schallblasen ist auch von *Rana porosissima* genau bekannt (Inger 1956). Die Ausbildung beginnt, wenn die Tiere $^3/_4$ ihrer Gesamtlänge erreicht haben.

Der Kehlkopf besteht aus dem unpaaren, ringförmigen Cricoid- und den beiden Arytaenoidknorpeln (Blume 1930), von denen jeder drei Sphincter- und einen Dilatator-Muskel trägt. Die beiden Stimmlippen haben ihren Ursprung auf der Innenseite der Arytaenoidknorpel und ragen in den Binnenraum des Kehlkopfes. Bei *Scaphiopus*-Arten sind sie an der Basis dick und verschmälern sich zum Rand (McAlister 1959), bei *Rana*-Arten ist nur der Rand verdickt (Paulsen 1965).

Obgleich die Paarungsrufe der *Bufo*-Arten außerordentlich verschieden sind, hat der Kehlkopf einen einheitlichen Aufbau, der von dem der *Rana*-Arten nur dadurch abweicht, daß die Innenwand eine ringförmige Vertiefung aufweist und hinter den Stimmlippen ein weiteres Membranpaar ausgebildet ist. Auch *B. alvarius* hat trotz der weitgehend rückgebildeten Stimme einen anatomisch voll ausgebildeten Kehlkopf (McAlister 1961).

Einen eigenartigen Bau hat der Kehlkopf des primitiven Frosches *Pipa pipa* (Abb. 6). Die Stimmlippen fehlen gänzlich. Die beiden Arytaenoidknorpel sind stabförmig und im Binnenraum des Kehlkopfes längs angeordnet. Am Vorderende ist je ein seitlicher Fortsatz ausgebildet, der eine bewegliche Knorpelscheibe trägt. Über diese Fortsätze stehen die Arytaenoide miteinander in Verbindung. An ihren Außenenden setzt je ein kräftiger Muskel an. Entsprechend des abweichenden Kehlkopfbaues ist die Lautproduktion besonders geartet. Lockert sich bei der Muskelkontraktion der Kontakt zwischen den Fortsätzen der Arytaenoide, bewegen sich die Knorpelscheiben plötzlich

nach vorn, wobei ein Klicklaut entsteht. Die rasselnden Laute der Männchen dieser Art beruhen demnach auf alternierenden Bewegungen der an den Arytaenoiden ansetzenden Muskeln (Rabb 1960).

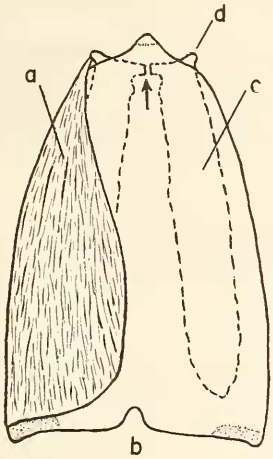

Abb. 6. Lautmechanismus von *Pipa pipa* (Ventralansicht).
a Dilatator-Muskel, b Bronchialöffnung, c Arytaenoidknorpel, d vorderer Fortsatz des Arytaenoidknorpels. Pfeil zeigt die Teile der Knorpel, die den Schall erzeugen. Aus Rabb (1960). Mit Genehmigung des Autors.

Bei den Pelobatidae, Bufonidae und Ranidae erfolgt die Lautproduktion anders. Die Paarungsrufe entstehen in einem geschlossenen System, da Mund und Nase beim Rufen geschlossen sind. Kontraktionen der Flankenmuskulatur pressen Luft aus den Lungen durch den Kehlkopf in die Mundhöhle bzw. die Schallblasen, Kontraktionen der Mundbodenmuskeln zurück in die Lungen. Die von den Lungen wegführenden Luftströme dienen dabei der Lautproduktion. Bei den Rot- und Gelbbauchunken, die allerdings zur Familie Discoglossidae gehören, sind die Verhältnisse insofern abweichend, als die zu den Lungen gerichteten Luftströme die Rufe auslösen.

Nach McAlister (1959) strömt die Luft während der Lautproduktion kontinuierlich in den Kehlkopf. Bei künstlichem Anblasen des Kehlkopfes beobachtet Paulsen (1965), daß erst bei einem Druck von 10 cm H_2O die Stimmlippen zum Schwingen kommen. Mit steigendem Druck erhöht sich die Frequenz, überschreitet er 60 cm H_2O, versagt die Stimme. Außer durch wechselnden Anblasdruck läßt sich die Schwingungsfrequenz durch Variation der Stimmlippenspannung verändern. Dies ist experimentell durch Reizung des Nervus laryngicus longus möglich. Mit steigender Reizfrequenz nimmt die Tonfrequenz bis zu einer maximalen Höhe zu. Überraschenderweise ergaben Filmaufnahmen mit einer Bildgeschwindigkeit von 8300 Bildern/s, daß die Bewegung der Glottis trotz der niederen Tonhöhe der Paarungsrufe außerordentlich rasch verläuft. Die Schwingungsphase dauert nur 0,8 ms, die Verschlußphase 50 ms. Während der Lautproduktion können afferente Aktionspotentiale von 30—50 μV abgeleitet werden, die wahrscheinlich von Fasern der inneren Kehlkopfschleimhaut ausgehen.

Nachdem die primären Elemente des Lautapparates morphologisch einen sehr einheitlichen Aufbau haben, die Paarungsrufe aber artlich verschieden und meist von verwickeltem Aufbau sind, erhebt sich die Frage nach dem steuernden Einfluß des Zentralnervensystems. Über seine Rolle suchten Noble und Aronson (1942/43) Aufschluß zu bekommen, indem sie bei sexuell gestimmten *Rana pipiens* Gehirnläsionen durchführten. Für den Befreiungsruf ist der Colliculus inferior des Mittelhirns ein Zentrum sen-

sorisch-motorischer Korrelation, denn nach seiner Zerstörung läßt sich der Ruf durch Berühren der Rückenhaut nicht mehr auslösen, während Abtrennen des Vorder- und Zwischenhirns, des Cerebellum und der anderen Teile des Mittelhirns ohne Einfluß ist. Nicht so eindeutig sind die Ergebnisse für die Paarungsrufe. Sicher ist nur, daß der Mechanismus dafür andere Mittelhirnabschnitte, möglicherweise das Ganglion isthmi, einschließt.

Lautäußerungen sind nur eine Lebenserscheinung der Froschlurche, aber ihr Studium führt zu Untersuchungen der verschiedensten Lebensfunktionen. So ist es nicht überraschend, daß trotz vieler Ergebnisse das Bild von der Rolle der Lautäußerungen lückenhaft ist und deshalb zu weiteren Untersuchungen auffordert.

Literatur

Anderson, P. K.: Studies in the ecology of the narrow-mouthed toad, *Microhyla carolinensis carolinensis*. — Tulane Stud. Zool. 2, 15—46 (1954).

Archer, W. H.: Have toads a strong homing instinct? — Afr. Wild Life 13, 246—248 (1959).

Aronson, L. R.: The "release" mechanism and sex recognition in *Hyla andersonii*. — Copeia 1943, 246—249.

Aronson, L. R., and G. K. Noble: The sexual behavior of anura 2. Neural mechanisms controlling mating in the male leopard frog, *Rana pipiens*. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 86, 83—140 (1945).

Banta, A. M.: Sex recognition and the mating behavior of the wood frog, *Rana sylvatica*. — Biol. Bull. 26, 171—183 (1914).

Bellis, E. D.: The effects of temperature on salientian breeding calls. — Copeia 1957, 85—89.

Birkenmeier, E.: Über die Lautäußerungen der Gattung *Bombina*. — Mitt. Naturk. u. Vorgesch. Mus. f. Kulturgesch. Magdeburg 3, 81—88 (1952).

Blair, W. F.: Differentiation of mating call in spadefoots, genus *Scaphiopus*. — Texas J. Sci. 7, 183—188 (1955).

— Call difference as an isolation mechanism in Southwestern toads (genus *Bufo*). — Texas J. Sci. 8, 87—106 (1956 a).

— The mating call of hybrid toads. — Texas J. Sci. 8, 350—355 (1956 b).

— Structure of the call and relationships of *Bufo microscaphus* Cope. — Copeia 1957, 208—212.

— Mating call in the speciation of anuran amphibians. — Amer. Nat. 92, 27—51 (1958 a).

— Mating call and stage of speciation of two allopatric populations of spadefoots *(Scaphiopus)*. — Texas J. Sci. 10, 484—488 (1958 b).

— Response of a green tree frog *(Hyla cinerea)* to the call of the male. — Copeia 1958 c, 333—334.

— Call difference as an isolation mechanism in Florida species of hylid frogs. — Quart. J. Flor. Acad. Sci. 21, 32—48 (1958 d).

— Call structure and species groups in U. S. treefrogs *(Hyla)*. — Southw. Nat. 3, 77—89 (1959).

— Genetic compatibility and species groups in U. S. toads *(Bufo)*. — Texas J. Sci. 11, 427—453 (1959).

— Mating call as evidence of relations in the *Hyla eximia* group. — Southw. Nat. 5, 129—135 (1960 a).

— A breeding population of the Mexican toad *(Bufo valliceps)* in relation to its environment. — Ecology 41, 165—174 (1960 b).

— Calling and spawning seasons in a mixed population of anurans. — Ecology 42, 99—110 (1961).

— Non-morphological data in anuran classification. — Syst. Zool. 11, 72—84 (1962).

— Evolutionary relationships of north american toads of the genus *Bufo:* a progress report. — Evol. 17, 1—16 (1963).

— Evidence bearing on relationships of the *Bufo boreas* group of toads. — Texas J. Sci. 16, 181—192 (1964 a).

— Evolution at populational and interpopulational levels isolating mechanisms and interspecies interactions in anuran amphibians. — Quart. Rev. Biol. 39, 333—344 (1964 b).

— Acoustic behavior of Amphibia. In Acoustic behavior of animals. — Elsevier Publ. Comp. London 1964 c, 694—708, 803—804.

Blair, W. F., and D. Pettus: The mating call and its significance in the Colorado river toad (*Bufo alvarius* Girard). — Texas J. Sci. 6, 72—77 (1954).

Blair, W. F., and M. J. Littlejohn: Stage of speciation of two allopatric populations of chorus frogs *(Pseudacris)*. — Evol. 14, 82—87 (1960).

Bles, E. J.: The life-history of *Xenopus laevis* Daud. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh 41, 789—821 (1905).

BLUME, W.: Studien am Anurenlarynx. — Gegenbaurs Jb. 65, 307—464 (1930).

BOGERT, C. M.: A field study of homing in Carolina toad. — Amer. Mus. Nov. 1355, 1—24 (1947).

— The influence of sound on the behavior of amphibians and reptilians. In Animal sound and communication. — Amer. Inst. Biol. Sci., Washington, 1960, 137—317.

BOULENGER, G. A.: The tailless batrachians of Europe. — Roy. Soc. London. Part I (1897), II (1898).

CORY, L., and J. J. MANION: Ecology and hybridization in the genus *Bufo* in the Michigan-Indiana region. — Evol. 9, 42—51 (1955).

CRENSHAW, J. W., and W. F. BLAIR: Relationships of the *Pseudacris nigrita* complex in southwestern Georgia. — Copeia 1959, 215—222.

CUMMINS, H.: The role of voice and coloration in spring migration and sex recognition in frogs. — J. exp. Zool. 30, 325—343 (1920).

DÄHNE, O.: *Alytes obstetricans* und seine Brutpflege. — Bl. Aquar. Terr. Kde. 25, 227—229 (1914).

EIBL-EIBESFELDT, I.: Ein Beitrag zur Paarungsbiologie der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). — Behaviour 2, 217—236 (1950).

— Vergleichende Verhaltensstudien an Anuren; 2. Zur Paarungsbiologie der Gattungen *Bufo*, *Hyla*, *Rana* und *Pelobates*. — Zool. Anz. Suppl. 19, 315—323 (1956).

FERGUSON, D. E.: Observations on movements and behavior of *Bufo fowleri* in residential areas. — Herpetol. 16, 112—114 (1960).

— Orientation in three species of anuran amphibians. — Erg. Biol. 26, 128—134 (1963).

FERGUSON, D. E., and H. F. LANDRETH: Celestial orientation of FOWLER's toad *Bufo fowleri*. — Behaviour 26, 105—123 (1966).

GOIN, C. J.: The peep order in peepers; a swamp water serenade. — Quart. J. Flor. Acad. Sci. 11, 59—61 (1949).

GOIN, C. J., and O. B. GOIN: Remarks on the behavior of the squirrel treefrog, *Hyla squirella*. — Ann. Carnegie Mus. 35, 27—36 (1957).

HEUSSER, H.: Über die Beziehungen der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) zu ihrem Laichplatz I. — Behaviour 12, 208—232 (1958).

— Über die Beziehungen der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) zu ihrem Laichplatz II. — Behaviour 16, 93—109 (1960).

— Instinkterscheinungen an Kröten, unter besonderer Berücksichtigung des Fortpflanzungsinstinktes der Erdkröte (*Bufo bufo* L.). — Z. Tierpsych. 17, 67—81 (1960).

HINSCHE, G.: Über Brunst- und Kopulationsreaktionen des *Bufo vulgaris*. — Z. vgl. Physiol. 4, 564—606 (1926).

INGER, R. F.: Morphology and development of the vocal sac apparatus in the African frog *Rana (Ptychadena) porosissima* STEINDACHNER. — J. Morph. 99, 57—72 (1956).

— The vocal sac of the Colorado river toad (*Bufo alvarius* GIRARD). — Texas J. Sci. 10, 319—324 (1958).

INGER, R. F., and B. GREENBERG: Morphology and seasonal development of sex characters in two sympatric African toads. — J. Morph. 99, 549—574 (1956).

JAMESON, D. L.: Social patterns in the leptodacylid frogs *Syrrhophus* and *Eleutherodactylus*. — Copeia 1954, 36—38.

— Evolutionary trends in the courtship and mating behavior of Salientia. — Syst. Zool. 4, 105—119 (1955).

JOHNSON, C.: Genetic incompatibility in the call races of *Hyla versicolor* LE CONTE in Texas. — Copeia 1959, 327—335.

JUNGFER, W.: Beiträge zur Biologie der Erdkröte (*Bufo bufo* L.) mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung zu den Laichgewässern. — Z. Morph. Ökol. Tiere 40, 117—157 (1943).

LITTLEJOHN, M. J.: Mating behavior in the treefrog, *Hyla versicolor*. — Copeia 1958, 222—223.

— Call differentiation in a complex of seven species of *Crinia* (Anura, Leptodactylidae). — Evol. 13, 452—468 (1959 a).

— Call structure in two genera of Australian burrowing frogs. — Copeia 1959 b, 266—270.

— Call discrimination and potential reproductive isolation in *Pseudacris triseriata* females from Oklahoma. — Copeia 1960, 370—371.

— Mating call discrimination by females of the spotted chorus frog *(Pseudacris clarki)*. — Texas J. Sci. 13, 49—50 (1961).

— Geographic isolation and mating call differentiation in *Crinia signifera*. — Evol. 18, 262—266 (1964).

LITTLEJOHN, M. J., and T. C. MICHAUD: Mating call discrimination by females of STRECKER's chorus frog *(Pseudacris streckeri)*. — Texas J. Sci. 11, 86—92 (1959).

LITTLEJOHN, M. J., M. J. FOUQUETTE and C. JOHNSON: Call discrimination by female frogs of the *Hyla versicolor* complex. — Copeia 1960, 47—49.

LIU, C. C.: Types of vocal sac in the Salientia. — Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 41, 19—40 (1935).

Lörcher, K.: Beitrag zur Bio-Akustik der Rot- und Gelbbauchunke. — In Vorbereitung.

Lowe, C. H.: Isolating mechanisms in sympatric populations of southwestern anurans. — Texas J. Sci. 6, 265—270 (1954).

Martof, B. S.: Territoriality in the green frog, *Rana clamitans*. — Ecology 34, 165—174 (1953).

— Home range and movements of the green frog, *Rana clamitans*. — Ecology 34, 529—543 (1953).

— Vocalization as an isolating mechanism in frogs. — Amer. Midl. Nat. 65, 118—126 (1961).

Martof, B. S., and E. F. Thompson: Reproductive behavior of the chorus frog, *Pseudacris nigrita*. — Behaviour 13, 243—258 (1958).

— A behavioral analysis of the mating call of the chorus frog, *Pseudacris triseriata*. — Amer. Midl. Nat. 71, 198—209 (1964).

McAlister, W. H.: The vocal structures and method of call production in the genus *Scaphiopus* Holbrook. — Texas J. Sci. 11, 60—77 (1959).

— The mechanism of sound production in north american *Bufo*. — Copeia 1961, 86—95.

Miller, N.: The american toad. — Amer. Nat. 43, 641—688 (1909).

Neubaur, F.: Die Stimmen der einheimischen Froschlurche. — Beitr. Naturkde. Niedersachs. 3, 10—16 (1949).

Noble, K. G.: Biology of amphibia. — Dover Publ. New York, 1954.

Noble, G. K., and E. F. Farris: The method of sex recognition in the wood-frog, *Rana sylvatica* le Conte. — Amer. Mus. Nov. 363, 1—17 (1929).

Noble, G. K., and L. R. Aronson: The sexual behavior of anura 1. The normal mating pattern of *Rana pipiens*. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 80, 127—142 (1942/43).

Paulsen, K.: Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Froschkehlkopfes (mit besonderer Berücksichtigung der Stimmbildung). — Z. wiss. Zool. 172, 1—16 (1965).

Rabb, G. B.: On the unique sound production of the surinam toad, *Pipa pipa*. — Copeia 1960, 368—369.

Rabb, G. B., and R. Snedigar: Observations on breeding and development of the surinam toad, *Pipa pipa*. — Copeia 1960, 40—44.

Rabb, G. B., and M. S. Rabb: On the behavior and breeding biology of the African pipid frog *Hymenochirus boettgeri*. — Z. Tierpsych. 20, 215—241 (1963 a).

— Additional observations on breeding behavior of the surinam toad, *Pipa pipa*. — Copeia 1963 b, 636—642.

Rugh, R.: Pituitary-induced sexual reactions in the Anura. — Biol. Bull. 68, 74—81 (1935).

Savage, R. W.: The spawning, voice and sexual behaviour of *Bombina variegata variegata*. — Proc. Zool. Soc. London 1932, 889—898.

— The influence of external factors on the spawning date and migration of the common frog, *Rana temporaria temporaria* L. — Proc. Zool. Soc. London 1935, 49—98.

Schneider, H.: Die Paarungsrufe einheimischer Froschlurche. — Z. Morph. Ökol. Tiere 57, 119—136 (1966).

Wahl, M.: Untersuchungen zur Bio-Akustik des Wasserfrosches *(Rana esculenta)*. In Vorbereitung.

Wright, A. H.: Life-histories of the frogs of Okefinokee swamp, Georgia. — Macmillan Co., New York, 1931.

Zweifel, R. G.: Effect of temperature on call of the frog, *Bombina variegata*. — Copeia 1959, 322—327.

Anschrift des Verfassers:

Dozent Dr. Hans Schneider, Zoophysiologisches Institut, 74 Tübingen, Hölderlinstraße 12